Vestnik zoologii, **34**(6): 71–79, 2000

УДК 591.4

НЕКОТОРЫЕ КРАНИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛОШАДИ ПРЖЕВАЛЬСКОГО (*EQUUS PRZEWALSKII*)

Н. Н. Спасская[1], В. Н. Орлов[1], Н. И. Ясинецкая[2], Т. Л. Жарких[2]

[1] *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Ленинский пр-т, 33, Москва, 117071 Россия*
[2] *Биосферный заповедник «Аскания-Нова», Чаплынский р-н, Херсонская обл., 326322 Украина*

Получено 16 октября 1998

Некоторые краниологические особенности лошади Пржевальского (*Equs przewalskii*). Спасская Н. Н., Орлов В. Н., Ясинецкая Н. И., Жарких Т. Л. — В исследованиях использованы 3 группы животных: 1) лошади Пржевальского, добытые в дикой природе; 2) лошади Пржевальского линий разведения № 2 и 3; 3) лошади Пржевальского, разводимые в заповеднике "Аскания-Нова" сегодня (линии разведения № 9 и 10). Для выяснения изменений в черепе *E. przewalskii* Poljakov, 1881 использовано 74 краниальных промера и 25 краниальных индексов. Наиболее существенные различия отмечены в современной группе лошадей Пржевальского (линия № 9 и 10) по сравнению с группой диких животных. В целом череп становится короче, шире и выше, то есть происходит ювенилизация пропорций. Сужаются хоанальная вырезка и диаметр затылочного отверстия. Глазницы сильнее выступают в стороны и вытягиваются в вертикальном направлении. Дальнейшие работы в этой области должны уточнить причины, повлиявшие на описанные морфологические изменения, и выяснить вопрос об эволюционной обратимости этих процессов.

Ключевые слова: лошадь Пржевальского, краниология, вариабельность.

Some Specialties of Craniology of Przewalski Horses (*Equus przewalskii*). Spasskaja N. N., Orlov V. N., Jasinetskaya N. I., Zharkikh T. L. — Three groups of animals were chosen for research of infraspecific variable: 1) Przewalski horses which were caught in wild nature; 2) Przewalski horses of the breeding line N 2; 3) Przewalski horses which are growing at Askania Nova Reserve nowadays (lines of breeding N 9 and 10). 74 cranial measures and 25 cranial indexes helped us to find authentic changes in the skull of *E. przewalskii* Poljakov, 1881. The most essential differences are in the group of modern Przewalski horses (line N 9 and 10) in comparison with the group of wild Przewalski horses. In whole the skull becomes shorter, wider and higher, which means the juvenilizaition of proportions. Choanes and diameter of foramen magnum become narrower. The orbits turn more laterally and drain vertically. The further works in this field will show the reasons more exact, affected on the describing morphological changes and elucidate a question about evolutional reversibility of these processes.

Key words: Przewalski horses, craniology, variability.

Введение

Лошадь Пржевальского уникальна как биологический вид, содержащийся в условиях неволи в течение 100 лет. В природе эти копытные не встречаются уже с 70-х гг. XX в. (Соколов и др., 1978). По первоначальным сведениям, в пределах природного ареала существовали некоторые морфологические отличия лошадей Пржевальского. П. Матчи (Matschie, 1903) отмечал, что лошади могут быть разделены на 3 группы по мастям и местам обитания. Н. Ф. Кащенко (1907) выделял 2 различных морфотипа лошади Пржевальского, причем, по сведениям охотников, лошади ходили в разных табунах. Лошади, доставленные в Европу, были отловлены в разное время в разных районах Джунгарии и имели разные масти (Браунер, 1938, неопубликованные данные). Различались ли они только по окраске или имели более глубокие морфологические отличия — остается невыясненным.

Кроме изначальных расхождений в фенотипе имели место направленная селекция некоторых владельцев лошадей на закрепление той или иной масти (Mohr, 1959) и процесс выщепления отдельных признаков в ходе инбридинга у особей изолированных групп в зоопарках (Bouman-Heinsdijk, 1982; Volf, 1984; Климов, 1985).

В условиях неволи животные также подвергались воздействию измененных условий среды (более мягких кормов, твердого грунта, гиподинамии и т. п.). Все это, конечно же, не могло не отразиться на интерьерных и экстерьерных показателях лошадей Пржевальского.

Достаточно объективным критерием для установления морфологических различий между животными, обитавшими в природе, и представителями современной популяции служит характеристика скелетных образований. Целью настоящего исследования явилось сравнение краниологических параметров лошадей, содержавшихся в Биосферном заповеднике «Аскания-Нова» им. Ф. Э. Фальц-Фейна, и диких, отловленных непосредственно в природе.

Материал и методы

В 1996—1998 гг. были исследованы черепа лошадей Пржевальского из коллекций Зоологического института РАН (ЗИН, С.-Петербург), Зоологического музея Московского государственного университета (МГУ, Москва), музея Биосферного заповедника «Аскания-Нова», Украина (А-Н), Томского государственного университета (ТГУ). Также были использованы данные из неопубликованных материалов профессора А. А. Браунера, хранящихся в архиве Зоологического музея биологического факультета Одесского государственного университета (Украина).

Краниологический материал был разделен на 3 группы. К первой группе были отнесены лошади, добытые русскими путешественниками и исследователями в Монголии, а также завезенные в Европу из природы в начале XX в. Зоопарк «Аскания-Нова» был первым, получившим приплод от диких азиатских лошадей. Животные, родившиеся в заповеднике «Аскания-Нова» с 1905 по 1940 гг. от 3 диких основателей, составляют так называемую «старую асканийскую линию» разведения (Климов, Орлов, 1982) или линию 2 (Bouman, 1982). В указанный период лошади содержались в небольших двориках на искусственном рационе. В наших исследованиях особи этой линии включены во вторую группу материалов. Третью группу составили особи, входящие в «новую асканийскую линию» разведения (Климов, Орлов, 1982) или относящиеся к линиям 9 и 10 (Bouman, 1982). Основателями ее послужили 7 животных, завезенных в Асканию-Нова с 1948 по 1982 гг. 6 из них поступили из различных зоопарков и представляли 4—8 поколения, выращенные в неволе. Кобыла 231 Орлица III, 1947 г. рождения, была поймана в природе. Разведение животных современной популяции около 40 лет проводится в условиях, наиболее приближенных к естественным (круглогодичное содержание в больших загонах общей площадью 2500 га со степной растительностью в естественных социальных группах). Соответственно следует считать, что в данной популяции негативное влияние факторов зоопарковского содержания сведено к минимуму. Таким образом, исследованные особи из третьей группы являются 2—7 поколением, выращенным в полувольных условиях.

Для исследования были отобраны взрослые особи (от 5 лет и старше), с полностью сформированными зубами, которые не были разделены по половому признаку, т. к. расчеты не выявили достоверных краниологических различий между самцами и самками ($p > 0,05$).

Перечень остеологического материала (указаны номера музейных коллекций):

1 группа диких лошадей (12 особей):
- ♂: 5214; 5216; 5218* — ЗИН; 288/120 — А-Н; 3525 — ТГУ;
- ♀: 5212; 5213; 27089 — ЗИН; 280/114*; 283/116* — А-Н; 1772 — МГУ; 3526 — ТГУ.

2 группа «старой асканийской» линии (6 особей):
- ♂: 17531; 27088 — ЗИН;
- ♀: 368/140; 410; 2412 — А-Н; 27031 — ЗИН.

3 группа «новой асканийской» линии (19 особей):
- ♂: 83; 377; 416; 644; 881; 882; 1030; 1032; 1036; 1037; 1042; 1053; 1117 — А-Н;
- ♀: 374; 620; 1054; 1106; 1111; 1120 — А-Н.

Методика краниологических промеров, использованная в данной работе, является расширенным вариантом методики В. И. Громовой (1949, 1959, 1963) и В. Айзенманн (Eisenmann, 1980). Применение большого числа промеров обусловлено необходимостью использования литературных данных для утраченных остеологических материалов, так как многие исследователи применяли собственные варианты промеров. В настоящем исследовании были использованы 74 краниологических показателя (рис. 1). Рассчитывались в процентах отношение каждого промера к основной длине черепа (промер № 1), а для нижней челюсти — к ее длине. Также были вычислены 25 черепных индексов (табл. 1). Относительное развитие сагиттального гребня (crista sagittalis external) и положение затылочного гребня (crista occipitalis) отмечалось визуально.

Данные промеров и индексов были обработаны стандартными статистическими методами. Для вычисления достоверности различий использовался t-критерий Стьюдента — вариант для малых и не равночисленных выборок с неравной дисперсией сравниваемых групп (Рокицкий, 1964; Лакин, 1990). Расчеты производились с помощью компьютерной программы Excel-7 для Windows'95.

Результаты

Полученные в ходе исследования результаты измерений представлены на рисунках 1, 2 и в таблице 1.

---

* Не сохранившиеся к настоящему времени черепа. Данные получены из архивных материалов А. А. Браунера (ОГУ).

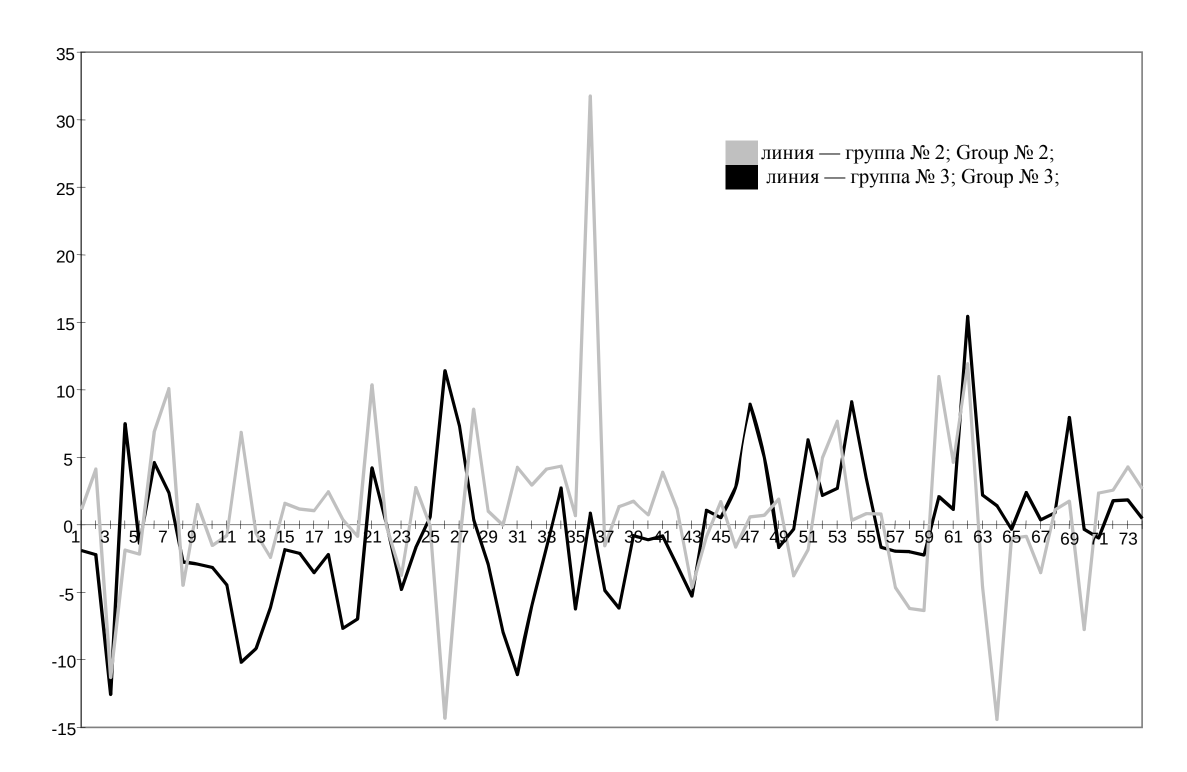


Рис. 1. Сравнение краниальных промеров разных линий разведения *Equus przewalskii* с дикими лошадьми. По оси абсцисс — номера краниальных промеров; по оси ординат — значения промеров, %. 0 — группа № 1 — линия диких лошадей, отловленных в природе. Собственно череп: 1 — основная длина; 2 — Prosthion — задний край неба; 3 — сошниковая вырезка — задний край неба; 4 — Basion — сошниковая вырезка; 5 — задний край неба — basion; 6 — предкоренная длина; 7 — длина диастемы; 8 — длина ряда предкоренных зубов; 9 — длина ряда коренных зубов; 10 — общая длина зубного ряда; 11 — премолярная основная длина; 12 — длина верхнечелюстного бугра; 13 — задний край неба (P^2); 14 — длина хоанальной трубки; 15 — передняя глазная линия; 16 — задняя глазная линия; 17 — теменная длина; 18 — орбито-лицевая длина; 19 — премолярная орбито-лицевая длина; 20 — задний край носовой вырезки — передний край орбиты; 21 —задний край носовой вырезки ($I^{1)}$); 22 — длина лицевого гребня; 23 — анатом. мозговая ось; 24 — анатом. лицевая ось; 25 — резцовая ширина; 26 — ширина диастемы; 27 — ширина неба у P^2; 28 — ширина неба у середины P^4; 29 — ширина челюсти; 30 — наибольшая ширина хоан; 31 — наименьшая ширина хоан; 32 — ширина затылочного отверстия; 33 — ширина затылка между затылочными мыщелками; 34 — мастоидная ширина; 35 — ширина носовых костей впереди; 36 — ширина носовых костей в середине; 37 — ширина носовых костей наибольшая; 38 — ширина между лицевыми гребнями; 39 — ширина между передними точками глазниц; 40 — ширина у передних краев глазниц; 41 — межглазничная ширина; 42 — ширина лба у задних краев глазниц; 43 — ширина мозговой коробки в заглазничном сужении; 44 — наибольшая ширина мозговой коробки; 45 — ширина черепа у наружных краев суставных ямок; 46 — наибольшая ширина внешнего выступа затылка; 47 — высота черепа у P^2; 48 — высота черепа между P^4—M^1; 49 — высота черепа у M^3; 50 — наименьшая ширина скуловой дуги; 51 — горизонтальный поперечник глазницы; 52 — вертикальный поперечник глазницы; 53 — ширина внешнего слухового прохода; 54 — высота затылка малая; 55 — высота затылка большая. Нижняя челюсть: 56 — общая длина челюсти; 57 — длина зубного ряда; 58 — длина ряда предкоренных; 59 — длина ряда коренных; 60 — длина диастемы; 61 — предкоренная длина; 62 — длина симфиза; 63 — резцовая ширина; 64 — ширина диастемы; 65 — ширина челюсти под M^1; 66 — наибольшая толщина каждой ветви; 67 — ширина челюсти у венечного отростка; 68 — ширина челюсти у мыщел. отростка; 69 — высота челюсти у P^2; 70 — высота челюсти у середины M^1; 71 — ширина восходящей ветви; 72 — высота челюсти от вен. отростка; 73 — высота челюсти от вырезки; 74 — высота челюсти от мыщел. отростка.

Fig. 1. Cranial dimensions of different lines of breeding *Equus przewalskii* compareing with wild horses. Axis OX — numbers cranial dimensions; axis OY — dimension, %. 0 — group N 1 wild horses.

Длина черепа. Достоверных различий между «старой асканийской» линией и дикими животными по основной длине черепа не наблюдается. Достоверно уменьшается (на 2%, $p < 0,05$) этот показатель (промер 1, рис. 1) и длина нижней челюсти (промер 56, на 1,7%, $p < 0,05$) только у представителей «новой асканийской» линии. Уменьшение общей длины черепа у современных представителей вида отражается в уменьшении длины отдельных его частей. Так, премолярная основная длина достоверно уменьшилась на 4,4% ($p < 0,05$), теменная — на 3,6% ($p < 0,05$), расстояние от

Таблица 1. Границы краниальных индексов для *Equus przewalskii*

Table 1. Border of cranial indiees *Equus przewalskii*

№	Индекс	по Громовой (1949)			Группа № 1			Группа № 2			Группа № 3		
		lim		среднее	lim		среднее	lim		среднее	lim		среднее
		min	max	значение	min	max	значение	min	max	значение	min	max	значение
	На черепе:												
1	анатомических осей (24/23)	202,7	217,1	209,5	196,3	287,2	218,6	186,9	309,8	235,5	210,8	249,4	224,5
2	положения глазницы (15/16)	183,8	200	192,9	189,8	205,3	195,6	172,8	207,8	196,5	187,1	206	196,2
3	положения неба (2/5)	112	120,5	117,5	112,6	127,4	118,5	110,8	133,4	125,9	108	128,5	117,4
4	сошниковый (4/3)	106,4	123,5	113,1	60,51	120,5	104,7	108	117,9	114,1	101,4	217,8	125,5
5	мозговой коробки А (44/23)	61,5	63,3	62,3	55,56	67,37	62,39	58,79	85,67	65,66	61,71	72,24	66,37
6	мозговой коробки В (43/23)	46,1	51,4	49,4	47,06	63,91	51,4	44,36	67,93	51,5	45,74	57,86	50,92
7	мозговой коробки С (44/42)	51,4	54,5	53,5	43,92	56,95	52,56	47,32	54,19	51,54	50,6	96,02	55,54
8	верхнечел. бугра (12/10)	15,5	27,6	21,4	12,16	23,92	16,76	12,17	25,09	18,42	12,49	21,66	15,45
9	предкоренной длины (6/10)	59,6	69	54,6	60,27	76,04	67,5	67,07	80,8	73,77	60,5	86,13	72,44
10	зубного ряда (10/18)	53,4	60,9	57,2	52,65	60,38	56,35	50,57	57,63	54,24	44,93	61,63	55,93
11	затылочный (55/23)	51,1	53,2	52,7	51,15	75,19	55,93	52,49	74,28	59,33	56,74	65,06	60,23
12	глазничный (51/52)	86	100	91,8	96,43	123,2	109	92,2	107,1	101,8	106	120,4	113,3
13	высоты морды А (49/10)	58,7	75,9	67,8	66,56	76,7	71,42	70,65	80,15	74,61	65,38	81,55	71,95
14	высоты морды В (47/10)	48,4	57,5	49,1	47,48	64,47	54,79	32,93	39,04	36,11	31,08	43,55	37,78
15	хоанальный (31/4)	38,6	44,1	41,4	33,48	43,08	38,4	37,81	45,67	40,45	16,4	38,59	32,54
16	лобно-основной (1/42)	229	241	234,3	225,1	244	234,8	218,5	251	234,8	224,4	422,8	242
17	молярно-премолярный (9/8)	80	84	82,3	78,61	93,96	82,73	85,4	90,03	87,79	76,99	87,21	82,47
	На нижней челюсти:												
18	высоты восход. ветви (71/57)	60,2	67,5	63	60,37	72,59	67,34	67,36	76,24	71,72	61,93	81,9	67,71
19	высоты челюсти у Р2 (69/57)	26,7	31,2	28,5	24,28	35,22	29,75	31,58	32,54	32,14	28,09	37,74	32,82
20	высоты челюсти под М1 (70/57)	42,9	46,4	45	38,71	54,89	45,16	37,62	48,47	44,28	43,28	54,43	46,08
21	сифизно-диастемный (62/60)	100	110,5	103,7	90,76	120	92,27	88,7	97,62	93,16	85,92	139,6	102,1
22	резцовый (63/60)	70	86,7	78,6	67,83	100,9	78,93	59,27	73,45	67,37	63,87	100,6	78,78
23	наименьшей ширины челюсти (65/60)	48	63,1	54	91,3	131,8	108,7	90,78	106,2	98,48	86,45	143,8	104,4
24	диастемно-зубной (60/57)	39,8	45,2	42,7	33,37	52,6	46	49,53	57,17	53,61	34,69	59,69	47,85

P^2 до заднего края нёба и от заднего края нёба до сошниковой вырезки — на 9,2% и 12,5%, соответственно ($p < 0,05$) (рис. 1, промеры 11, 17, 13, 3). Уменьшилась также длина анатомических осей: лицевой — на 1,7% ($p < 0,05$) и мозговой — на 4,8% ($p < 0,05$) (рис. 1, промеры 24, 23). При уменьшении лицевой части черепа соответственно уменьшились премолярная орбито-лицевая длина — на 7,8% ($p < 0,05$) и расстояние от заднего края носовой вырезки до переднего края орбит на 7% ($p < 0,05$) (рис. 1, промеры 19, 20).

Наряду с уменьшением длины черепа происходит достоверное ($p < 0,05$) увеличение, по сравнению с дикими животными, предкоренной длины в группе «новой асканийской» линии на 4,6% и длины диастемы в «старой асканийской» линии на 10% (при уменьшении в этой группе длины зубного ряда на 4,9%, $p < 0,05$) (рис. 1, промеры 6, 7, 10).

Несмотря на отсутствие общих достоверных изменений, 2-я и 3-я группы обнаруживают единые тенденции трансформации черепа. Уменьшаются расстояния от заднего края неба до сошниковой вырезки, до basion, до P^2; от заднего края носовой вырезки до переднего края орбиты; длины зубного ряда и анатомической мозговой оси. Увеличиваются длины предкоренная и диастемы, расстояние от II до заднего края носовой вырезки.

Ширина черепа. В широтных промерах черепа исследованных особей не подчинялись единому направлению изменений, кроме мастоидной ширины и ширины черепа у наружных краев суставных ямок (происходит увеличение этих параметров). В группе «старой асканийской» линии, по сравнению с дикой, наблюдается уменьшение ширины диастемы на верхней и нижней челюстях на 14,3% и 14,5%, соответственно ($p < 0,05$) и уменьшение ширины мозговой коробки в заглазничном сужении на 4,6% ($p < 0,05$) (рис. 1, промеры 26, 64, 43). Одновременно с этими процессами наблюдается достоверное ($p < 0,05$) увеличение ширины нёба (у середины P^4) на

8,6%, мастоидной ширины — на 4,4% и ширины затылка (между затылочными мыщелками) — на 4,1% (рис. 1, промеры 28, 34, 33).

В группе «новой асканийской» линии, по сравнению с дикой, происходит гораздо больше изменений. Уменьшается ширина черепа на уровне лицевых гребней (на 6,2%, $p < 0,05$), общая ширина челюсти (на 3%, $p < 0,05$), мозговой коробки в заглазничном сужении (на 5,3%, $p < 0,05$) и ширина затылочного отверстия (на 6%, $p < 0,05$) (рис. 1, промеры 38, 29, 43, 32). Увеличивается ширина диастемы на 11,4% ($p < 0,05$), ширина нёба (у P^2) —на 7,3% ($p < 0,05$) и мастоидная ширина (относительные показатели) — на 4,5% ($p < 0,05$) (рис. 1, промеры 26, 27, 34).

Высота черепа. У группы «старой асканийской» линии общие и частные высоты черепа достоверно не изменились. В группе современных асканийских лошадей происходит увеличение высоты черепа у P^2 на верхней части и в нижней челюсти (на 9% и 8%, соответственно, $p < 0,05$), между P^4—M^1 на верхней челюсти (на 5%, $p < 0,05$), высоты затылка малой и большой (на 9,1% и 3,5%, соответственно, $p < 0,05$) (рис. 1, промеры 47 и 69, 48, 54 и 55). Увеличение высоты затылка у половины исследованных экземпляров современных асканийских лошадей связано с изменением положения гребня затылочной кости (crista occipitalis) — от опущенного или горизонтального к поднятому вверх. Часто наблюдается (в 75% случаев) увеличение наружного сагиттального гребня (crista sagittalis externa), образованного частями теменной, межтеменной и затылочной костей.

Хоанальная трубка. У современных асканийских лошадей (группа 3) наблюдается уменьшение размеров хоанального отверстия: длины — на 6,1% ($p < 0,05$), ширины наибольшей и наименьшей — на 8% и 11,1% ($p < 0,05$), соответственно

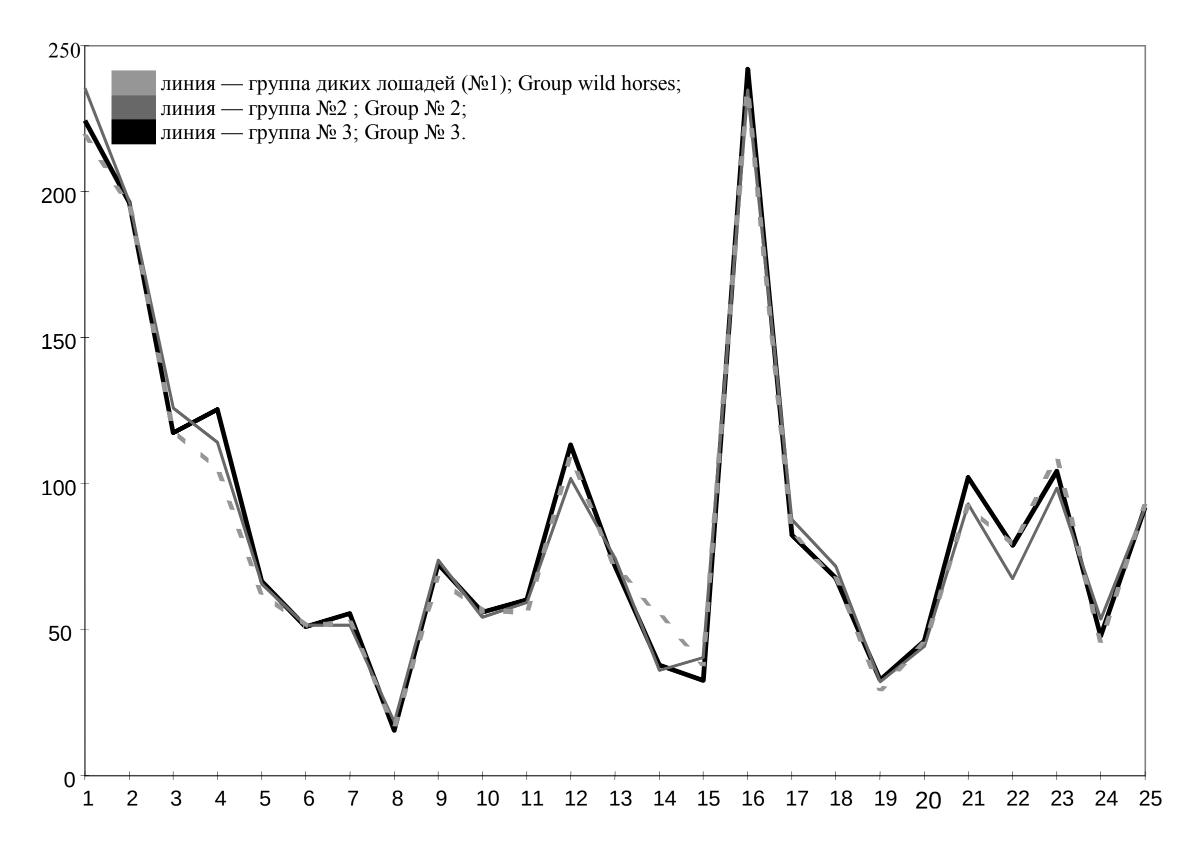


Рис. 2. Черепные индексы разных линий разведения *Equus przewalskii*: по оси абсцисс — номера черепных индексов; по оси ординат — значения индексов (%). Номера индексов соответствуют индексам в таблице 1.

Fig. 2. Cranial idiees of different lines of breeding *Equus przewalskii*: axis OX — numbers cranial indiees; axis OY — indiees (%).

(рис. 1, промеры 14, 30, 31).

Размер глазниц. В группе «старой асканийской» линии наблюдается увеличение вертикального размера глазниц на 5% ($p < 0{,}05$) (рис. 1, промер 52). У современных асканийских лошадей на 2,2% ($p < 0{,}05$) также возрастает вертикальный диаметр. В то же время, возрастает горизонтальный размер — на 6,3% ($p < 0{,}05$) (рис. 1, промер 51).

Черепные индексы. В группе № 2 наблюдается уменьшение индекса высоты морды В на 34% ($p < 0{,}05$) и увеличение молярно-премолярного индекса на 6,1% ($p < 0{,}05$) (рис. 2, индексы 14, 17). В группе № 3 также происходит уменьшение индекса высоты морды В на 31% ($p < 0{,}05$) и хоанального — на 15,3% ($p < 0{,}05$) (рис. 2, индексы 14, 15). Также наблюдается достоверное увеличение ($p < 0{,}05$) сошникового индекса на 20%, индекса мозговой коробки А — на 6,4%, индексов предкоренной длины — на 7,3% и затылочного — на 7,7% (рис. 2, индексы 4, 5, 9, 11). Глазничный индекс во 2-й группе уменьшается на 6,6% ($p < 0{,}05$), а в 3-й соответственно увеличивается на 4% ($p < 0{,}05$) (рис. 2, индекс 12).

Индексы нижней челюсти. В группе «старой асканийской» линии происходит увеличение диастемно-зубного индекса на 16,5% ($p < 0{,}05$), а в «новой асканийской» линии индекс высоты челюсти у P_2 увеличивается на 10,3% ($p < 0{,}05$) (рис. 2, индексы 24, 19).

Обсуждение

Краниологические исследования лошади Пржевальского проводились многими учеными. Но все работы, в основном, велись в сравнительно-систематическом, филогенетическом или онтогенетическом направлениях. Остеологический материал по лошади Пржевальского не дифференцировался в зависимости от поколения животных (считая от родоначальников всех ныне существующих особей, завезенных из Монголии в зоопарки в конце XIX–начале XX вв.) или линии разведения. В связи с этим литературных источников для сравнения чрезвычайно мало. Н. А. Буйновский (1982) анализировал доместикационную изменчивость лошади Пржевальского в связи с вопросом происхождения аборигенных пород Сибири на примере 13 особей. В. В. Климов (1985) сделал попытку проанализировать изменчивость фенотипа лошадей Пржевальского в условиях неволи на примере асканийской популяции, по сравнению с добытыми в природе, но только в общих направлениях (исследовано 20 экз.). Дж. Дайв и В. Айзенманн (Dive, Eisenmann, 1991) затрагивали вопрос о разделении лошадей Пржевальского на «настоящих диких» (т. е. добытых или отловленных непосредственно в природе) и современных, с примесью крови домашних лошадей и высоким коэффициентом инбридинга. И. Вольф в ранних работах (1988) также освещал этот вопрос, но с позиций описательного характера. Только недавно он обратился к количественным аспектам морфологической изменчивости лошадей Пржевальского в зоопарках (Volf, 1995 б). Им было исследовано 34 особи как из дикой природы, так и родившиеся в зоопарках, но, к сожалению, упоминаются в работе только 5 промеров, что не дает возможности провести детальное сравнение.

В работах В. И. Громовой (1949), В. В. Климова (1985) и И. Вольфа (Volf, 1995 а) указывалось на отсутствие полового диморфизма в черепе у лошадей Пржевальского. Наши расчеты на большем количестве материала также подтвердили отсутствие достоверных половых различий в черепе.

Длина черепа. Нашими исследованиями показано достоверное уменьшение общей длины черепа и отдельных его частей у группы современных лошадей по сравнению с дикими животными, а также достоверное увеличение в этой же группе предкоренной длины и длины диастемы в группе «старой асканийской» линии. Эти результаты, в основном, согласуются с данными исследований Н. А. Буйновского (1982) и В. В. Климова (1985). И. Вольф, напротив, нашел увеличение основной длины черепа и длины зубного ряда в группе зоопарковских лошадей (Volf, 1995 б). По мне-

нию ряда авторов (Хавесон, 1958; Боголюбский, 1959), общее укорочение черепа, а также уменьшение длины лицевой части и увеличение отношения длины диастемы к длине зубного ряда свидетельствуют о доместикационных процессах у лошадиных.

Ширина черепа. У современных асканийских лошадей ширина черепа в заглазничном сужении уменьшается и увеличивается ширина лба. Это отмечают и другие исследователи.

Нами достоверно подтверждено сужение нижней челюсти у лошадей 3-й группы. Это согласуется с замечанием Вольфа (1988) о принятии corpus mandibulae пинцетообразной формы, причиной чего он считает потребление лошадьми в неволе более мягкой пищи. По мнению В. И. Громовой (1949) и С. Н. Боголюбского (1959), укорочение и расширение черепа лошадей, как проявление инфантилизма в пропорциях, являются показателями доместикационных изменений.

Высота черепа. Наши данные об увеличении высоты черепа у современных асканийских лошадей в основном подтверждают исследования В. В. Климова (1985) и И. Вольфа (Volf, 1995 б). Я. И. Хавесон (1958) нашел, что укорочение длины нижней челюсти, сопровождающееся увеличением высоты черепа, является доместикационным признаком.

Увеличение высоты затылка у современных асканийских лошадей связано, по нашему мнению, с изменением положения гребня затылочной кости (crista occipitalis). К гребню крепятся крупные мышцы — полуостистая головы (m. semispinalis capitis) и пластыревидная (m. splenius), а также значительная по размеру выйная связка (ligamentum nuchae). Другим своим концом эти структуры крепятся к остистым отросткам грудных позвонков и работают при различных наклонах головы и шеи (Максименко, 1952; Попеско, 1961). Как показали исследования, мышцы и связки холки участвуют в увеличении жесткости позвоночника при разгибании и подаче тела лошади вперед во время движения. При снижении двигательной нагрузки уменьшается величина остистых отростков грудных позвонков (Рудько, 1958). Возможно, что этот процесс сопряжен с увеличением размера затылочного гребня при смене движения с динамического на статическое, но высказанная гипотеза нуждается в дополнительном подтверждении.

К наружному сагиттальному гребню (crista sagittalis externa), крепятся крупная височная (m. temporalis) и некоторые мелкие мышцы. Они участвуют в движении нижней челюсти. Изменение размеров мест прикрепления мышц (увеличение сагиттального гребня), возможно, связано с изменением структуры кормовой базы. Так, характер пищи воздействует как непосредственно, укорачивая череп и особенно его лицевую часть, так и посредством жевательной мускулатуры, влияющей на форму и скульптуру поверхностей прикрепления мышц (Громова, 1949). Растительные сообщества асканийской степи близки по составу растительности естественных мест обитания *E. przewalskii*, но при содержании в зоопарках используется значительно более мягкий корм.

Уменьшение размеров хоанальной трубки у современных асканийских лошадей (группа 3) можно объяснить переходом на менее динамичный тип передвижения, который способствует и более спокойному дыханию, следовательно, уменьшению проходящего через хоаны потока воздуха.

Увеличение общего размера глазниц у современных лошадей Пржевальского может являться лишним подтверждением сохранения у них инфантильных пропорций черепа.

Наши исследования по вычислению индексов несколько расширяют представление о пределах границ изменчивости этих показателей внутри вида *E. przewalskii*, которые даны В. И. Громовой (1949) (табл. 1). Возможно, это объясняется ограниченностью материала, использованного данным автором (лишь 5 экз.), или подтверждает мысль о продолжающихся микроэволюционных процессах. Например, значительно усиливается признак длинномордости (индексы 1, 2, табл. 1). Лошадь Пржевальского по лобно-основному показателю занимала промежуточное положение между узколо-

быми и среднелобыми, а в настоящее время стала ярко выраженной узколобой (индекс 16). Высота морды (индексы 13, 14) у лошади Пржевальского стала наибольшей у представителей современных асканийских лошадей, как это уже отмечалось ранее в абсолютных значениях. Хоанальный индекс также подтверждает отмеченное выше сужение хоанальной вырезки в 3-й группе. А вот положение сошника (индекс 4), являющееся достоверным систематическим признаком, изменилось довольно существенно, однако колеблется в пределах, определенных для большинства *E. caballus* — 105—140 (Громова, 1949).

Таким образом, сдвиг границ показателей индексов еще раз подтверждает изменения абсолютных и относительных параметров черепа, рассмотренных выше.

Выводы

Отмеченные нами изменения краниальных показателей лошади Пржевальского в ходе эволюции еще раз опровергают устоявшееся было мнение о неизменности размеров черепа млекопитающих (Румянцев, 1936). Делая лишь первоначальные выводы, мы не рискуем определять эти изменения как доместикационный процесс. Хотя, как было показано выше, ряд исследователей предпочитают именно такую характеристику. При сравнении двух линий разведения с дикими животными наиболее существенные морфологические изменения наблюдаются в группе «новой асканийской» линии. У животных этой группы череп в целом становится короче, шире и выше, т. е. происходит ювенилизация пропорций. Сужаются хоанальная вырезка и диаметр затылочного отверстия. Глазницы сильнее выступают в стороны и вытягиваются в вертикальном направлении. Мы склонны предполагать, что имеем дело с отражением микроэволюционных процессов, произошедших в черепе *E. przewalskii* за период размножения вида в неволе. Многие отмеченные изменения довольно трудно интерпретировать с точки зрения физиологии. Не совсем ясны также причины этих трансформаций. Предположительно, на это могли оказать влияние такие факторы, как изменение характера кормовой базы, типа движения животных, повышение уровня гомозиготности популяций.

Вопрос об обратимости отмеченных признаков для предварительных выводов, на наш взгляд, преждевременен. Но следует учитывать, что дальнейшее разведение *E. przewalski* в неволе без учета возможных изменений приведет к утрате дикого морфотипа лошади Пржевальского.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность за содействие и поддержку в проведении исследований директору Биосферного заповедника «Аскания-Нова» В. С. Гавриленко; директору Зоологического музея Одесского университета В. А. Лобкову; доценту ОГУ В. А. Дьякову; сотрудникам ЗИН РАН Г. Ф. Барышникову, И. Е. Кузьминой, А. В. Абрамову, А. О. Аверьянову; директору Зоологического музея ТГУ С. С. Москвитину; сотрудникам Зоологического музея МГУ И. Я. Павлинову и С. В. Крускопу. Мы благодарим за самоотверженный труд лаборанта-хранителя Л. Дементьеву и препараторов научного музея Биосферного заповедника «Аскания-Нова».

Боголюбский С. Н. Происхождение и преобразование домашних животных. — М. : Молодая гвардия, 1959. — 593 с.

Браунер А. А. Рукописная монография о лошади Пржевальского //Арх. Зоол. муз. биол. фак-та ОГУ, 1938. — 80 с.

Буйновский Н. А. Происхождение и эволюция аборигенных популяций лошадей Сибири // Материалы XXXIII ежегодн. конф. Европейской ассоциации по животноводству. — Л., 1982. — С. 1—8.

Вольф И. Положительные и отрицательные аспекты разведения лошадей Пржевальского и перспективы их содержания в заповедниках // Лошадь Пржевальского и ее восстановление в природе Монголии : Сб. материалов совещания экспертов ФАО/ЮНЕП, Москва, 1985. — М. : Центр международных проектов ГКНТ, 1988. — С. 110—115.

Громова В. И. История лошадей в Старом Свете. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. — Ч. 1. — 373 с. — Ч. 2 — 162 с.

Громова В. И. О скелете тарпана и других современных диких лошадей // Бюл. МОИП; Сер. биол. — 1959. — Ч. 1. — **64**. — С. 99—124.

Громова В. И. О скелете тарпана и других современных диких лошадей // Тр. МОИП; Сер. биол. — 1963. — Ч. 2. — **10**. — С. 10–61.
Кащенко Н. Ф. К вопросу об Equus przewalskii Pol. // Ежегодн. Зоол. музея. — С.-Пб., 1907. — № 12. — С. 177–194.
Климов В.В. Эколого-морфологические особенности и разведение лошади Пржевальского : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — 1985.
Климов В. В., Орлов В. Н. Современное состояние и проблемы сохранения лошади Пржевальского // Зоол. журн. — 1982. — **61**, вып. 12 — С. 1862–1869.
Лакин Г. Ф. Биометрия. — М. : Высш. школа, 1990. — 352 с.
Максименко А. Ф. Топографическая анатомия области холки лошади. — Алма-Ата : Казах. гос. изд-во, 1952. — 109 с.
Попеско П. Атлас топографической анатомии сельскохозяйственных животных. — Братислава : Словатское изд-во с.-х. лит-ры, 1961. — Т. 1. — 217 с.
Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. — Минск : Высш. шк., 1964. — 400 с.
Рудько П. Изменение морфологической структуры сельскохозяйственных животных под влиянием содержания и эксплуатации. — Сталинабад, 1958. — 263 с.
Румянцев Б. Ф. Происхождение домашней лошади // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1936. — № 2–3. — С. 415–444.
Соколов В. Е., Дуламцэрэн С., Хотолху Н., Орлов В. Н. Редкие виды копытных Большого Гобийского заповедника (МНР): состояние и перспективы // Совместная Советско-Монгольская комплексн. биологич. экспедиция. — 1978. — С. 56–75.
Хавесон Я. И. Морфологические данные в пользу представлений о происхождении лошадей монгольской группы от лошади Пржевальского // Бюл. МОИП; Отд. биол. — 1958. — **63**, вып. 4 — С. 119–121.
Bouman J. The history of breeding Przewalski horses in captivity //Beeding Przewalski horses in captivity for release into the wild. — Rotterdam : Foundation for the preservation and protection of the Przewalski horse, 1982. — P. 17–65.
Bouman-Heinsdijk I. Is reintroduction of Przewalski horses into the wild an realistic idea? // Beeding Przewalski horses in captivity for release into the wild. — Rotterdam : Foundation for the preservation and protection of the Przewalski horse, 1982. — P. 177–221.
Dive J., Eisenmann V. Indentification and discrimination of first phalanges from pleistocene and modern Equus, wild and domestic // Equids in the ancient world. Vol.2. — Wiesbaden : Beihefte zum tubinger atlas des vorderen orients Reihe A. — 1991. — N 19/2. — P. 278–333.
Eisenmann V. Les chevaux (Equus sensu lato) fossiles et actuels: cranes et dents jugales superieures // Cahiers de paleontologie. — Paris : Editions du centre national de la recherche scientifique, 1980. — 186 p.
Matschie P. Giebt es in mittelasien mehrere arten von echten wildpferden? // Naturwiss Wochenschr. N.F. — 1903. — **2**, N 49.
Mohr E. Das urwildpferd Equus przewalskii Pol., 1881. — Wittenberg Lutherstadt Ziemsen, 1959. — 144 s.
Volf J. Spricht die handemahe bei Przewalski — pferden (Equus przewalskii Pol., 1881) gegen reinblutigreit? // Zool. Garten N. F. — 1984. — **54**, N 4–5. — S. 339–348.
Volf J. Does exist the sexual dimorphism in the skulls of the wild horses?// Gezela. — 1995 a. — **22.** — S. 19–22.
Volf J. Variabilitat, Plastizitat und Selection der Przewalskipferde, Eguus przewalskii Poljakov, 1881 // Zool. Garten N. F. — 1995 б. — **5.** — S. 284–292.